云南植物研究 1988; 10 (1): 33—37
Acta Botanica Yunnanica

从形态学看北美红杉的亲本

李 林 初

（复旦大学生物系，上海）

摘要 本文通过形态性状的比较研究认为AAAABB的同源异源多倍体红杉可能由亲本水杉（属）和巨杉（属）杂交起源，它们分别为红杉提供了染色体组AA和染色体组B。这与根据核型等资料的分析结果相吻合。但跟Stebbins认为红杉除水杉(属)以外的另一个亲本已经灭绝并没有留下近缘的推论存在分歧。

关键词 北美红杉；形态学；亲本

举世闻名的北美红杉（*Sequoia sempervirens*，以下简称红杉）是裸子植物中唯一的自然六倍体[1，2]，它极有可能是Stebbins假设中的同源异源多倍体（autoallo-polyploid）AAAABB[3]。虽然许多植物学工作者[1—10]一直对红杉的起源颇感兴趣也作了不少研究，但他们意见纷纭。迄今未见有人对它的可能亲本进行深入探索并作出具有说服力的结论。能否用形态学性状作为线索结合其他论据来寻找红杉的亲本呢？本文拟作这样的尝试，旨在为揭开红杉的起源之谜和研究杉科的系统演化提供有用的资料。

一、从形态看红杉染色体组的来源

假如红杉的确是AAAABB的同源异源多倍体，那末它在形态上与为其提供染色体组AA和染色体组B的亲本会有什么关联呢？怎样以此为线索来寻找红杉染色体组的来源及其亲本呢？笔者试作如下分析。

1.染色体组AA的可能来源

Stebbins[11]指出，大多数同源异源多倍体在形态上都和二倍原种之一极为相似，这是由于它们往往有二个（以上的）染色体组来自这个亲本的缘故。根据这样的观点，同源异源多倍体AAAABB的红杉在形态上应与提供二个染色体组（AA）的二倍体亲本“极为相似”。能否从这个思路来寻找这个亲本种呢？Stebbins[2]在将水杉（属）（*Metasequoia*）与杉科（Taxodiaceae）中最相近的红杉属（*Sequoia*）、落羽杉属（*Taxodium*）、水松属（*Glyptostrobus*）和巨杉属（*Sequoiadendron*）进行了27个形态性状的全面比较后发现它和红杉最为相象，它们在冬芽鳞片，小枝脱落位置，叶表皮气孔和保卫细胞，雌、雄球花，球果种鳞，种子形状，幼苗，子叶数目等18个性状上

1996-12-13收稿

相同而仅有9个不同。在水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）、红杉、巨杉（*Sequoiadendron giganteum*）形态[12—14]的比较（表1）中也可见红杉在芽具鳞片，条形叶排成二列，具短梗的雄球花的长度及其着生的位置，球果的大小和生育时间，珠鳞及其所含胚珠的数目，种子长度，子叶数等性状上，包括它喜好的潮湿和低海拔的生态环境[15]都与水杉十分接近。郑万钧[16]也认为水杉的"花果与木材则近似美洲之红杉"，Sterling[17]则指出水杉的球果鳞片与红杉很相象。所有这些都表明红杉的形态与水杉极为相似。由此似可推论，很可能是水杉（属）1）作为红杉的一个亲本而提供了染色体组ＡＡ。根据笔者[18，19]的研究，也的确发现红杉的ＡＡ染色体组组型与水杉的核型十分相象，因此核型资料支持从形态学对红杉染色体组ＡＡ来源所作的推断。

Stebbins[11]还指出"亲本种所具有的那类性状组合早已经历过千百世代的考验而因此必然已非常适应于外界生存环境，杂交个体在适应性状上愈是接近亲本之一者其存活率愈高。"笔者设想，红杉之所以成为拥有许多化石种的红杉属[20]里的唯一现存佼佼者和生机勃勃的长寿森林"巨人"可能绝非偶然，也许正是由于它的形态性状非常接近于"水杉"亲本而能很好地适应生存环境的结果。这也从一个侧面表明了形态上与其十分相象的"水杉"可能的确作为一个亲本为红杉提供了ＡＡ染色体组。

表1　水杉、红杉和巨杉形态[12—14]的比较

Table 1　The morphology comparison of *Metasequoia glyptostroboides*, *Sequoia sempervirens* and *Sequoiadendron giganteum*

种　名	生境	分枝、树冠和芽	叶	雄球花	球果	珠鳞	种子	子叶数
水杉 *Metasequoia glyptostroboides*	潮湿，海拔750—1500米	近基部就开始分枝，树冠阔卵形。芽有鳞片。	条形，基部扭转成二列，长0.8—3.5厘米。	单生叶腋或枝顶，长1.5—3毫米，有短梗	长1.8—2.5厘米，径1.6—2.5厘米，当年成熟。	11—14对，5—9胚珠/珠鳞	长5毫米	2
红杉 *Sequoia sempervirens*	潮湿，海0—900米	分枝常于树高的1/3—1/2处开始，树冠狭，芽圆锥状，有鳞片。	二型，条形叶基部扭转成二列，长0.6—2.5厘米。鳞状叶贴生或微展开，长约6毫米，螺旋状排列。	单生枝顶和叶腋，长1.5—2毫米，有短梗	长1.9—2.8厘米，径1.2—2.2厘米，当年成熟。	15—20枚，3—7胚珠/珠鳞	长3—4.5毫米	2
巨杉 *Sequoiadendron giganteum*	较凉和干燥，海拔900—2700米	分枝在树高的1/2和1/2以上开始，树冠圆形，非常开散。芽裸露。	鳞状钻形，下部贴生小枝，分离部分长3—4.7毫米，螺旋状排列，	单生枝顶，长6—8毫米，无梗。	长5—8厘米，径4—5.5厘米，第二年成熟。	25—40枚，3—12胚珠/珠鳞	长5—7毫米	4 (3-5)

1）"水杉（属）"之意为水杉属的一个古代种可能作为红杉的一个亲本为其提供了ＡＡ染色体组，水杉则是它的直接后裔或留下的近缘。下文中简写为"水杉"。

2.染色体组B的可能来源

AAAABB的同源异源多倍体应该同时具有AAAA同源多倍体和AABB异源多倍体的特点。Stebbins[11]指出，典型的异源多倍体虽然"一般与原种在形态上不连续"，但"在许多方面与二倍体（亲本）相似。"根据这样的观点，红杉的形态不仅与提供染色体组AA的"水杉"非常接近，而且在许多方面也与提供染色体组B的另一个二倍体亲本相似。这能否成为寻找第二个红杉亲本的线索呢？

从Stebbins[2]对杉科五属进行27个形态性状的全面比较中不仅可见红杉与水杉具有最高的性状相似数（18），而且发现红杉在具鳞片状叶，气孔的方向与结构，小孢子叶卵形而具3个花粉囊，雌球花生于前一年或当年生长枝的端部，种子着生位置成熟时反转，种子具稍狭的翅，盾形的种鳞等许多性状上与巨杉相似。Stebbins在进行小结时指出，与巨杉最接近的无疑是红杉，它们间的不同性状数（10.5）仅大于甚为相近的红杉和水杉间的不同性状数（9）。由此可见巨杉在形态上与红杉的相似程度仅次于最相象的水杉。郑万钧、傅立国[12]在中国植物志中也认为巨杉近似于红杉。因此笔者有理由认为，如要推论可能为红杉提供染色体组B的另一个亲本的话，无疑应是巨杉（属）2）。那末红杉的B染色体组组型是否很象巨杉的核型呢？笔者[19]的研究作了肯定的回答，核型资料支持从形态学对红杉另一个亲本的推断，表明红杉的B染色体组的确很可能来源于"巨杉"。

二、从某些形态性状看红杉的可能亲本

由表1可见水杉在树干近基部就开始分枝，树冠阔卵形[21]。巨杉在树高的1/2和1/2以上处开始分枝，树冠圆形、开散。而红杉在树高1/3—1/2处开始分枝，树冠窄。红杉植株的形态似乎正好结合了水杉和巨杉的性状。叶的形态特征也很有趣，从表1可见红杉既有比水杉稍短的条形叶并基部也扭转排成二列，又有较巨杉略长的鳞状叶而同为螺旋状着生，它的两型叶似为水杉和巨杉叶型的"相加"。由表还可看到水杉的雄球花绝大多数着生叶腋，巨杉为顶生，而红杉则生于枝顶和叶腋，似乎也结合了水杉和巨杉的特点。这些现象似乎可以表明同源异源多倍体红杉的确是由亲本"水杉"和"巨杉"杂交形成的。从Eckenwalder[22]全面应用形态、解剖、胚胎等49个性状计算的杉科各属间的百分相似性（percentage similarities）来看，红杉与水杉（属）和巨杉（属）最为接近，这可能也是"水杉"和"巨杉"杂交产生了红杉的结果。

三、从水杉、红杉、巨杉二二间的亲缘看红杉的可能亲本

水杉和巨杉　Stebbins[2]虽然认为巨杉与水杉的外部形态较为疏远，但他指出水杉叶的结构比其它属更相似于巨杉，他还特别提到水杉的染色体在大小和形态上类似于

2）"巨杉（属）"之意为巨杉属的一个古代种可能作为红杉的另一个亲本为其提供了B染色体组，巨杉可能是它的直接后裔或留下的近缘。下文中简写为"巨杉"。

巨杉。笔者[19]也发现二者的核型较相象，虽然类型不同，但它们的平均臂比和染色体长度比实际上甚为接近。王伏雄、钱南芬[23]则指出水杉的胚胎发育特征接近于巨杉。特别是核型和胚胎发育上的类同，可能从本质上表明了水杉和巨杉的近缘关系，从而成为构成红杉二亲本的重要客观有利条件。

水杉和红杉　前文所述，水杉和红杉的外部形态十分相象已经表明了它们的近缘关系。直到三木茂[24]分立化石属水杉属为止，该属的化石种一直被置于红杉属之中，也可见二者关系密切。郑万钧等[12]亦指出水杉在系统发育上与红杉有密切的亲缘关系。Schwarz & Weide[25]则根据茎轴的维管束、珠鳞、木材和染色体等的比较研究又把水杉属（包括巨杉属）归并回红杉属。这些可能正由于红杉是以“水杉”作为一个亲本的杂种后代的缘故。

巨杉和红杉　从巨杉置于红杉属中长达75年的历史已可见二者形态上的相似程度和近缘关系。Stebbins[2]在全面比较了杉科各属的形态性状后肯定巨杉最接近于红杉，郑万钧等[12]也称它们相近似。尽管Buchholz[13]从红杉属中另立了巨杉属，但Dayton[26]、Doyle[4]持不同意见，而Schwarz等[25]已将巨杉属并回红杉属中。目前虽然普遍接受巨杉属与红杉属分立的观点，但鉴于二者形态上的相似，Pilger & Melchior[27]、Hida[28]、Eckenwalder[22]把二属放在同一族（Tribe）或同一亚科（Subfamily）。所有这些，也许正是由于红杉是以“巨杉”作为一个亲本的杂种后代的缘故。

由此可见水杉、红杉、巨杉二二间的近缘关系都与红杉可能由亲本“水杉”和“巨杉”杂交起源密切相关，从而表明它们的确可能是红杉的二个亲本。

四、结　语

综上所述，通过对水杉、红杉、巨杉形态性状的全面比较，的确可见AAAABB的同源异源多倍体红杉很可能由“水杉”和“巨杉”分别提供了染色体组AA和染色体组B而成为它的杂交亲本，和根据核型等资料所作的分析结论一致。但与Stebbins[2]根据外部形态特征的比较研究认为红杉除水杉（属）以外的另一个亲本已经灭绝并没有留下近缘的意见存在分歧，笔者将另文专论。关于红杉亲本的探讨应作更全面和深入的研究，才能得到较为确凿的结论。

致谢　本文承蒙吴征镒教授审阅。

参　考　文　献

1　Khoshoo T N. *Evolution* 1959; 13: 24—39
2　Stebbins G L. *Science* 1948; 108: 95—98
3　Saylor L C, Simons H A. *Cytologia* 1970; 35: 294—303
4　Doyle J. *Nature* 1945, 155: 254—257
5　Hirayoshi I, Nakamura Y. *Bot Zool* 1943, 2: 72—75
6　Jensen H, Levan A. *Hereditas* 1941, 27: 220—224
7　Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Silvae Genet* 1984; 33: 56—62
8　Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Pl Syst Evol* 1984; 147: 29—54

9 Schlarbaum S E, Tsuchiya T, Johnson L C. *J Arnold Arbor* 1984; 65: 251—254
10 Yasui K. *Jpn J Genet* 1946; 21: 9—10
11 Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press, 1957
12 郑万钧，傅立国．中国植物志（第七卷）。北京：科学出版社，1978：308—312
13 Buchholz J T. *Amer J Bot* 1939; 26: 535—538
14 Dallimore W, Jackson A B. rev Harrison S G. Handbook of Conifer and Ginkgoaceae. ed. 4. London: Edward Arnold, 1966: 575—582
15 Florin R. *Acta Horti Berg* 1963; 20: 121—312
16 郑万钧．植物杂志 1984；（1）：42—43
17 Sterling C. *Amer J Bot* 1949; 36: 461—471
18 李林初．武汉植物学研究 1986；4：1—5
19 李林初．云南植物研究 1987；9：187—192
20 Jongmans W J, Dijkstra S J. *Gymnopermae* Ⅶ, in Dijkstra S J. (Ed.) Fossilium Catalogus II: Plantae Pars 86, Uitgeverij Dr. Junk W B V, 's-Gravenhage. 1974
21 刘永传，周铁心，苏丕林．水杉．武汉：湖北人民出版社，1978：3—5
22 Eckenwalder J E. *Madrono* 1976; 23: 237—256
23 王伏雄，钱南芬．植物学报 1964；12：241—253
24 Miki S. *Jap J Bot* 1941; 11: 237—303
25 Schwarz O, Weide H. *Feddes Repertorium* 1962; 66: 159—192
26 Dayton W A. *Leaflets West Bot* 1943; 3: 209—219
27 Pilger R, Melchior H. *Gymnospermae*. Nacktsamer (*Archispermae*). Engler A. (Ed.): Syllabus der Pflanzenfamilien, XVI. Abteilung Berlin: Gebruder Borntraeger. 1954: 312
28 Hida M. *Bot Mag* (Tokyo) 1962; 75: 316—323

THE PARENTS OF SEQUOIA SEMPERVIRENS (TAXODIACEAE) BASED ON MORPHOLOGY

Li Linchu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

Abstract The present paper recognized that according to the morphology comparison autoallopolyploid *Sequoia sempervirens* with genomic formula AAAABB[3] may originate from the hybridzation between someone ancient species of *Metasequoia* and *Sequoiadendron* which were the parents. *Metasequoia glyptostroboides* and *Sequoiadendron giganteum* were direct descendants of the parents probably, which provided genomes AA and B for *S. sempervirens* respectively. The concluson was the same as that based on the karyotypic data[19], but did not agree with Stebbins' inference that another ancestor, except *Metasequoia*, was extinct and did not left any close relatives.

Key words *Sequoia sempervirens*; Morphology; Parents